

Modélisation de l'architecture des plantes. Application aux plantes agronomiques pérennes tropicales. Cas particulier des *Palmacea*

Ph. de REFFYE (1), R. LECOUSTRE (1), J. DAUZAT (1), S. OUATTARA (2), A. FLORI (2), Y. P. N'CHO (3)

Résumé. — Les botanistes de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc de Montpellier, Hallé, Oldeman et Edelin ont déterminé des stratégies de croissance et de ramification des plantes et les ont ensuite classifiées selon une vingtaine de modèles architecturaux. Un agronome du CIRAD, de Reffye, a effectué, parallèlement à ces travaux qualitatifs, une modélisation quantitative de la croissance de *Coffea robusta* en Côte d'Ivoire. En collaboration avec l'USTL, l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, l'Ecole Normale Supérieure, des départements de CIRAD, tels que l'IRCC, l'IRHO, l'IRFA, l'IRCT et l'IRCA, le laboratoire de Modélisation du CIRAD a mis au point les techniques d'observations de terrain en s'appuyant sur les concepts de l'architecture des plantes. Ensuite, il a développé les méthodes d'analyse statistique des lois de probabilité qui en résultent, en s'inspirant des méthodes de la recherche opérationnelle. Enfin le laboratoire a développé le logiciel qui permet le calcul et la simulation des plantes qui respecte stochastiquement ces lois et ces stratégies, ce logiciel est basé sur le principe d'un « moteur de croissance » en référence aux moteurs d'inférence. Quelques exemples sont donnés sur le caféier, le cotonnier, le litchi, l'hévéa, le palmier à huile et le cocotier. Des applications, des débouchés actuels et potentiels d'une telle modélisation sont présentés, en particulier ceux envisagés avec l'IRHO sur le palmier et le cocotier.

Les principes de base de l'architecture des plantes.

La croissance des plantes est le résultat de l'évolution des méristèmes, qui sont des amas cellulaires spécifiques à l'intérieur des bourgeons. A un instant donné, un bourgeon peut mourir ou donner une fleur, une inflorescence (et alors le bourgeon meurt), ou donner un entre-nœud.

L'axe feuillé est la structure de base de l'architecture d'une plante. Il est le résultat de l'activité du bourgeon situé à son extrémité, appelé bourgeon apical, et il est formé d'une succession d'entre-nœuds. Un entre-nœuds est un élément de la tige à l'extrémité duquel on peut trouver une ou plusieurs feuilles. Entre deux entre-nœuds il y a un nœud portant des feuilles et des bourgeons ; chaque nœud porte au moins une feuille (le marqueur de l'existence du nœud). A la base de chaque feuille on peut trouver un bourgeon axillaire, ou latéral (Fig. 1).

Une tige axillaire peut soit croître immédiatement (ramification sylleptique) ou après un certain temps (ramification proleptique). L'unité de croissance est un concept important de l'architecture des plantes : elle consiste en la séquence d'entre-nœuds produits par le bourgeon apical du nœud précédent, généralement pendant une courte période de temps. On peut distinguer entre deux cas : des unités de croissance courtes avec peu d'entre-nœuds (quelquefois un seul), et de grandes unités de croissance constituées de nombreux entre-nœuds, chacun d'entre eux pouvant être assez court.

Une autre notion importante est celle de l'ordre d'un axe. L'axe d'ordre 1 d'une plante est une succession d'unités de croissance toutes issues du bourgeon apical de l'unité précédente, et la première d'entre elles étant issue d'une graine de la plante (Fig. 2). Un axe d'ordre i ($i > 1$) est une succession

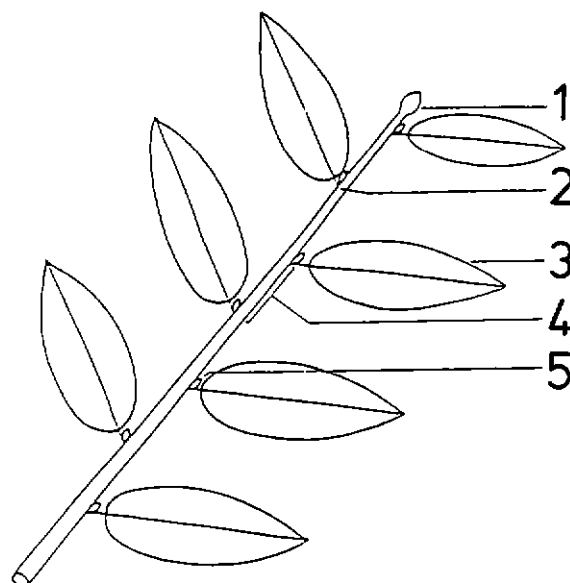


FIG 1. — L'axe végétatif — (*The vegetative axis*)
1 bourgeon terminal (*terminal bud*)
2 nœud (*node*)
3 feuille (*leaf*)
4 internode (*internode*)
5 bourgeon latéral (*lateral bud*)

d'unités de croissance, le premier entre-nœud étant formé par un bourgeon axillaire d'un axe d'ordre $i - 1$ appelé axe porteur.

En l'absence de traumatisme, pour chaque variété de chaque espèce et pour chaque ordre, des fonctions connues contrôlent les positions relatives des bourgeons latéraux, et par conséquent des feuilles, de chaque nœud en relation avec la position des bourgeons latéraux du nœud précédent ; ce phénomène, appelé phyllotaxie, elle peut être spiralee ou distique.

A l'intérieur d'une unité de croissance, les processus de ramification peuvent être :

(1) GERDAT/CIRAD, Laboratoire de modélisation, avenue du Val-de-Montferrand, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex

(2) IRHO/CIRAD, station principale de La Mé, 01 B.P. 919, Abidjan 01, Côte d'Ivoire.

(3) IRHO/CIRAD, station Cocotier Marc Delorme, 01 B.P. 13, Abidjan 01, Côte d'Ivoire

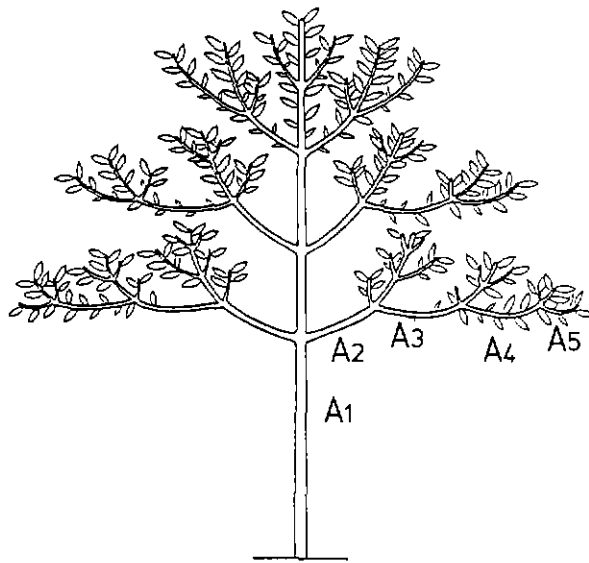


FIG 2. — Numérotation des axes successifs, A, d'ordre i — (Numbering of successive axes, A, of order i).

a) continu, quand chaque nœud d'un axe est le point de départ d'un axe d'ordre supérieur,

b) rythmiques, quand certains nœuds (mais pas tous) sont le point de départ d'un axe d'ordre supérieur ou

c) diffus, quand les nœuds donnant naissance à des axes d'ordre supérieur sont répartis au hasard.

Ces types de ramification dépendent de l'ordre de l'axe pour une variété ou une espèce donnée. Un monopode est un système ramifié qui comprend un seul axe d'ordre 1 et un nombre fini d'axes d'ordres plus élevés ; s'il y a k ordres, une telle plante est appelée un monopode d'ordre k . Un sympode est un système construit par la répétition d'un module d'ordre 1.

Un autre paramètre important est l'aspect géométrique d'un axe en rapport avec l'axe porteur. Quand la tendance du port de l'axe est proche de l'horizontale, son développement est dit plagiotrope ; quand elle est verticale, l'axe est dit orthotrope. Un axe orthotrope est généralement associé à une phyllotaxie spiralee alors qu'un axe plagiotrope est associé avec une phyllotaxie distique.

Toutes ces lois de fonctionnement aboutissent à un nombre relativement restreint de modèle architecturaux de plantes [Hallé et Oldeman, 1970 ; Edelin, 1977, 1984 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Hallé, 1979], la figure 3 en présente quelques-uns. Chaque type architectural porte le nom du premier auteur qui l'a décrit.

Mise en œuvre du modèle.

Le développement d'une plante est la combinaison de trois processus fondamentaux :

- a) **la croissance** : un axe s'allonge quand son méristème apical produit le développement d'une unité de croissance ;
- b) **la mortalité** : l'axe meurt et s'élague quand le méristème cesse de fonctionner ;
- c) **la ramification** : le développement des axes latéraux.

Notre modèle de développement des plantes est basé sur des données quantitatives de terrain recueillies sur les populations homogènes de plantes du CIRAD (clones, variétés). L'hypothèse de la modélisation est l'existence d'une horloge interne à chaque méristème, qui teste les probabilités de

croissance, de mort et de branchement à chaque instant. Toutes les horloges sont supposées synchronisées entre elles ; le rapport de rythme entre les horloges invariables ainsi que les probabilités des divers événements. L'architecture d'une plante est ainsi le résultat de la succession de ses périodes d'activité, indépendamment des phases d'arrêt ou de ralentissement.

Bien que la croissance d'une plante soit la résultante des facteurs génétiques et environnementaux, la modélisation de son architecture à partir de données expérimentales par des processus stochastiques est basée sur des principes relativement simples dont les conséquences peuvent être aisément calculées. La plupart des fonctions de probabilité les plus connues (binomiale, Poisson, exponentielle, etc.) sont également générées à partir d'hypothèses relativement simples. Par exemple, la distribution de Poisson est obtenue en observant comment la réalisation aléatoire d'un événement s'effectue pendant une période donnée de temps, quand la probabilité de réalisation est constante. Compte tenu de la stabilité des événements pendant la phase linéaire de croissance d'une plante, ce type de fonction est généré tout naturellement, malgré la complexité des mécanismes cellulaires sous jacents.

La modélisation de la croissance.

On ne peut observer que le résultat instantané de la croissance : les branches sont les trajectoires des méristèmes, dont l'évolution peut être restituée grâce à des marqueurs fidèles comme les cicatrices de feuilles et les ramifications. La notion de base de notre modélisation est que les axes végétatifs sont formés par une succession d'entre-nœuds résultant du fonctionnement de leur méristème apical.

En observant des axes identiques du même âge, on peut remarquer que le nombre de leurs entre-nœuds varie selon une distribution caractéristique ; celle-ci peut changer avec le temps du fait qu'il peut arriver que la mise en place des entre-nœuds cesse n'importe où de manière synchrone. Chaque méristème est régulièrement soumis à des « tests de croissance » dont le résultat est la réussite ou l'échec de l'événement élongation. On pourra donc utiliser les règles du calcul des probabilités pour modéliser ce fonctionnement. Le nombre total de tests d'accroissement subis par le méristème est appelé dimension du rameau dont la taille réelle, en entre-nœuds, ne peut être qu'égale ou inférieure à cette dimension.

La croissance d'une population d'axes végétatifs identiques est alors décrite par un processus aléatoire simple qui fait correspondre à chaque test d'accroissement « i » une probabilité b_i d'élongation de l'entre-nœud. A chaque étape de croissance de la population on peut associer une moyenne et une variance de la distribution instantanée du nombre d'entre-nœuds observée. La liaison moyenne variance permet alors de décrire le processus.

Dans le cas particulier de la croissance linéaire, la probabilité d'élongation est constante, la liaison moyenne variance est linéaire et le coefficient de pente donne un estimateur de la probabilité binomiale d'élongation du méristème.

Une cime est constituée par un axe primaire et des axes secondaires. L'analyse d'un mélange de cimes homogènes est possible du sommet vers la base de la plante et fournit une autre façon de mesurer directement les paramètres qui caractérisent le développement d'une plante donnée. Si nous disposons de T cimes issues d'un même processus de croissance, constituées de ramifications d'ordres 1 et 2. Si la probabilité d'élongation des rameaux 1 est constante et vaut

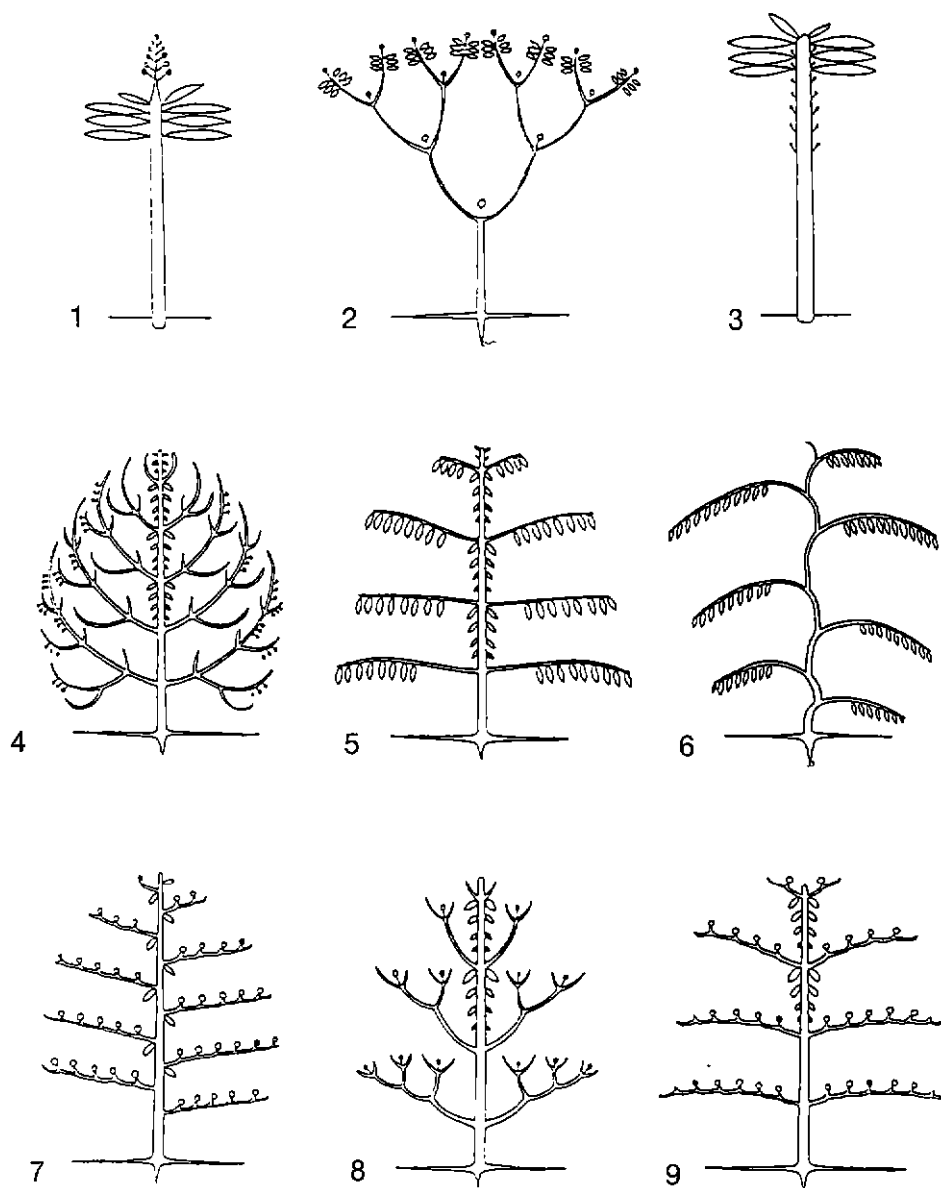


FIG 3. — Quelques modèles architecturaux de développement des plantes — ('Some architectural models of plant development')

- 1 Modèle de Hottum (*Hottum's model*)
- 2 Modèle de Leeuwenberg (*Leeuwenberg's model*)
- 3 Modèle de Corner (*Corner's model*)
- 4 Modèle de Rauh (*Rauh's model*)
- 5 Modèle de Massart (*Massart's model*)
- 6 Modèle de Troll (*Troll's model*)
- 7 Modèle de Petit (*Petit's model*)
- 8 Modèle de Scarrone (*Scarrone's model*)
- 9 Modèle d'Aubreville (*Aubreville's model*)

P, celle des rameaux 2 est aussi constante et vaut b. Si les méristèmes d'ordre 2 subissent wN tests quand ceux de l'axe 1 en subissent N, w est le paramètre qui définit le rapport de rythmes.

On peut décrire les T cimes par 3 paramètres P, b et w et une variable N. Trois relations sont nécessaires pour calculer P, b et w ; elles sont obtenues en observant sur les plantes tous les rameaux branchés à la même distance K entre-nœuds du sommet, en mesurant leur taille en entre-nœuds, la moyenne et la variance de cette taille sont calculées.

Application du modèle à des plantes particulières.

Elongation des méristèmes.

Ces méthodes ont permis de mesurer avec précision le fonctionnement de plantes comme le litchi, le cécropia, le

goupi et le bambou. Chez ces plantes, les probabilités d'élongation sont constantes, caractéristiques de l'ordre de ramification et de la plante, elles varient de 0,54 (litchi) à 0,98 (cécropia). Les rapports de rythme vont de 0,27 (cotonnier — qui n'est pas réellement une plante pérenne) à 2 (goupi). Dans le cas du caféier, les axillaires ont une probabilité d'élongation variable qui dépend du nombre de tests d'accroissement subis par le méristème (ou dimension).

Mortalité des méristèmes.

La croissance des axes végétatifs se termine toujours par un arrêt définitif. Il peut être dû à un accident de croissance aléatoire, auquel cas on peut affecter une probabilité de survie « C », ou viabilité, à chaque unité de dimension. Il

peut correspondre à une fin de croissance, c'est-à-dire à un arrêt de l'horloge interne du méristème terminal, sa dimension en tests n'évolue plus : l'axe est alors terminé et finira, au bout d'un certain temps, par se détacher. La dimension d'un axe dépend donc à la fois du nombre de tests d'accroissements, de la probabilité d'élongation et de la viabilité du méristème à l'étape qui l'édifie.

Dans le cas du cotonnier, il n'y a pas d'accident de croissance notable et les tiges s'arrêtent toutes de croître au bout du 25^e test d'accroissements. En ce qui concerne le caféier, les méristèmes meurent avant d'atteindre une dimension maximale. La viabilité des méristèmes du litchi est constante.

Ramification.

Les méristèmes axillaires se développent immédiatement (fonctionnement sylleptique) ou en retard (fonctionnement proleptique). Nous n'étudierons que le premier cas. Généralement les probabilités de ramification des axillaires de même ordre ne sont pas indépendantes. Dans le cas du caféier, par exemple, il existe deux méristèmes axillaires par nœud ; ils donnent naissance à 0, 1 ou 2 rameaux. La distribution n'est pas binômiale, il faut faire intervenir une probabilité conditionnelle de couplage pour expliquer ces déviations.

Si « a » est la probabilité de ramification des axes 2, « r » la probabilité conditionnelle de réalisation du deuxième axillaire sachant que le premier s'est réalisé, on calcule que le couplage de ramification sur un nœud, entre les méristèmes axillaires, est de 75 %, ce qui est élevé. Les couplages de ramification se retrouvent aussi entre-nœuds successifs.

On trouve aussi fréquemment des zones ramifiées et des zones nues sur un axe végétatif. Dans le cas du cécropia, arbre de Guyane, les étages de branches sont répartis sur les quelques 400 entre-nœuds du tronc adulte. La probabilité d'apparition d'un étage s'estime par le rapport du nombre d'étages sur le nombre de nœuds disponibles. On peut également estimer cette probabilité par la loi du nombre d'entre-nœuds qui séparent deux étages successifs et qui s'ajuste à une loi de Pascal. Les deux estimateurs de « a » sont équivalents et de l'ordre de 0,05. S'il y a environ 5 % de chances qu'une branche apparaisse sur un nœud du tronc, il y a 70 % de chances pour que le nœud suivant porte aussi une branche, par couplage. Des couplages équivalents ont également été trouvés chez le caféier et le litchi.

Simulation informatique du développement des arbres.

Sur la base de cette modélisation, nous avons développé un programme informatique qui peut simuler et dessiner n'importe quelle architecture de plante [de Reffye *et al.*, 1986]. Cette application comporte deux aspects distincts : la simulation proprement dite et l'image de synthèse.

Simulation de l'architecture du végétal.

L'idée de base est de considérer la plante comme le résultat de l'activité des méristèmes qui l'ont construite. La simulation de la croissance des plantes se résume alors à la simulation de l'activité de ces méristèmes. Tout méristème viable donne naissance à une succession d'entre-nœuds, séparés par des nœuds. Ces derniers sont l'unité élémentaire de la simulation ; leur évolution est contrôlée par trois processus fondamentaux de croissance, de ramification et de mort.

Un algorithme, appelé le moteur de croissance, gère l'évolution de chaque nœud par une simulation selon la méthode de Monte Carlo basée sur des probabilités déterminées par les lois botaniques spécifiques ajustées à des fonctions statistiques. Chaque résultat des tests est la réalisation aléatoire de l'un des trois processus de abse. Pour illustrer les résultats de cette simulation, on peut voir, sur la figure 4, deux exemples de simulations aléatoires de la croissance du litchi.

L'ordre dans lequel les nœuds sont traités est important en ce qu'il influence le résultat de la simulation et joue sur les possibilités d'application du programme. Ainsi le premier moteur de croissance qui a été développé gère le traitement des nœuds selon l'ordre préfixé. Une telle simulation simplifie beaucoup la gestion informatique des nœuds. La plante qui est ainsi construite est certes alors exacte sur le plan botanique à la fin de la simulation, mais sa croissance ne suit pas la succession réelle des événements dans le temps. De plus, cette approche ne permet pas une connaissance de l'environnement spatial de chaque bourgeon au cours du temps.

C'est pourquoi un nouveau moteur de croissance est en cours de développement. Dans ce dernier, les nœuds sont gérés selon un échéancier d'événements qui est constamment remis à jour par l'ordinateur. Comme le moteur suit un ordre infixe, il est possible de connaître, à chaque instant de la simulation, une connaissance topologique complète de toute la plante. On peut aussi simuler les collisions possibles avec des obstacles externes, tenir compte des effets de l'ombre sur la croissance, la recherche systématique de la lumière solaire ou estimer la compétition entre plusieurs plantes. Ce moteur de croissance en parallèle peut donc nous permettre de tenir compte de l'environnement physique de la plante.

Simulation graphique du développement de la plante.

Pendant la simulation, quand il satisfait à un test de croissance, un nœud donne naissance à un entre-nœud et à un organe végétatif (feuille, fleur, etc.) dont les caractéristiques géométriques peuvent être déterminées si bien que l'on obtient une description complète de la plante. La nature du composant (entre-nœud, feuille, fleur, etc.), son ordre de ramification, sa taille, sa position dans l'espace sont tous pris en compte pour la description graphique, et des images réalistes sont obtenues quand chaque composant est associé à une forme définie par des primitives graphiques spécifiques de la plante [de Reffye *et al.*, 1985 ; Jaeger, 1987]. Quelques exemples des images générées grâce au logiciel sont montrés sur la figure 5.

Les fichiers de polygones, nécessaires pour les calculs de coloration et d'éclairage des images, peuvent aussi être utilisés dans d'autres buts comme l'estimation des transferts radiatifs.

Le cas particulier des *Palmacea*.

Dans le cas particulier des *Palmacea*, les problèmes d'architecture des plantes, proprement dite, sont réduits à l'extrême. Ces plantes suivent en effet le modèle de Corner, caractérisé par la croissance d'un seul bourgeon apical qui s'élève progressivement au-dessus du sol et par une floraison axillaire. Les mesures essentielles à la simulation de ces plantes sont alors plus du domaine métrique et géométrique qu'architectural.

Premiers résultats acquis.

La probabilité d'élongation du bourgeon est constante dans la phase de croissance linéaire (4 à 20 ans environ dans

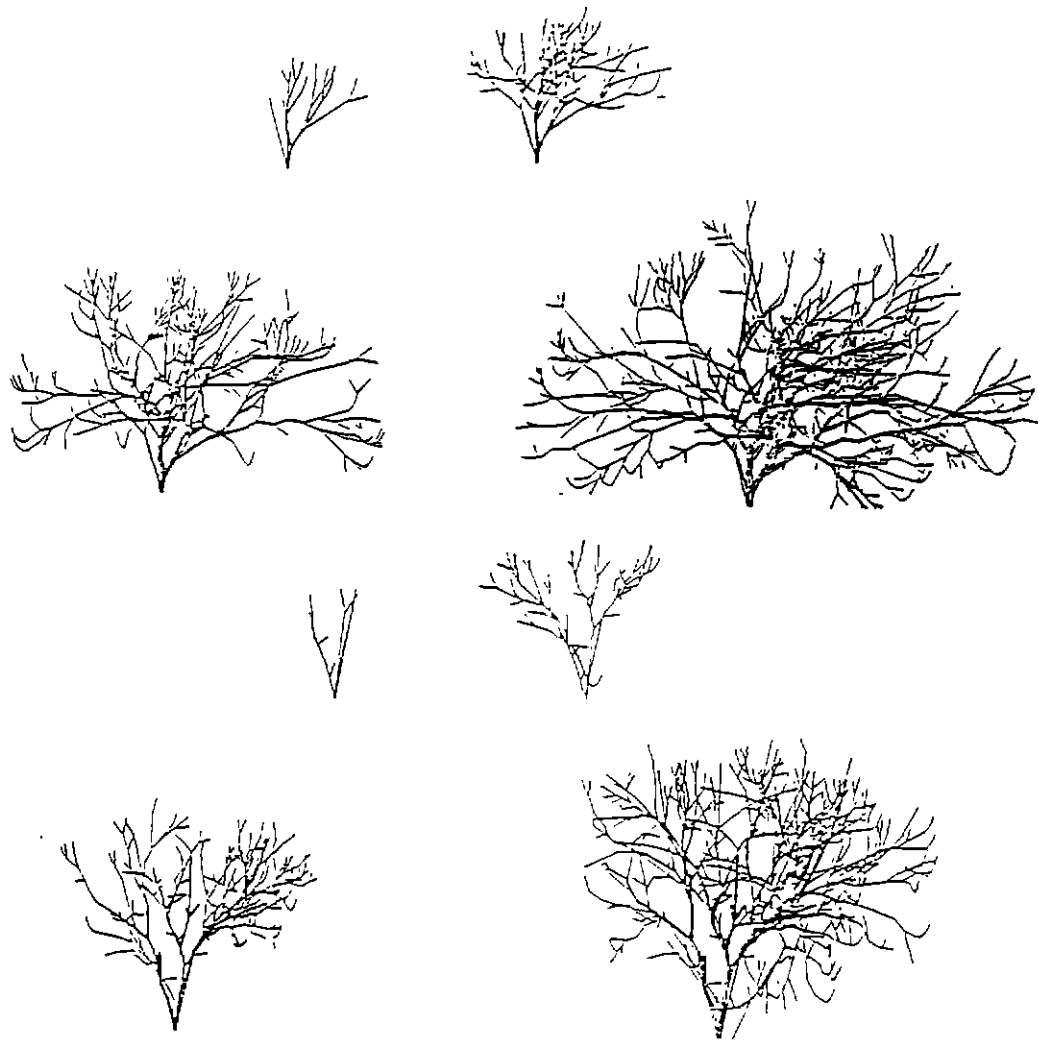


FIG. 4. — Deux simulations aléatoires de la croissance du Litchi. Seules les trajectoires des méristèmes sont tracées — (Two random simulations of the Litchee growth. Only the trajectories of the meristems are shown).

les conditions de Côte d'Ivoire), cependant les rapports de rythme entre individus d'une même reproduction d'hybride sont différents comme le montrent les relations moyenne-variance sur des échantillons d'individus d'âge différent.

La croissance en hauteur n'est pas directement liée au nombre d'entre-nœuds formés depuis la plantation, aussi bien pour le palmier que le cocotier.

Les folioles du palmier à huile sont regroupées par paquets de 1, 2, 3 ou 4. Les distances entre les folioles d'un paquet sont distribuées selon une loi Gamma, celles entre les paquets suivent également une loi Gamma de moyenne plus élevée. Au sein d'un paquet la position des folioles est prédéterminée, dans le cas d'un groupe de 3 folioles, par exemple, la foliole située vers l'aisselle de la palme est dirigée vers le haut, la suivante sensiblement à l'horizontale et la plus distale vers le bas. Ces angles d'insertion verticale sont les plus forts au point « B ».

Applications envisagées par l'IRHO/CIRAD.

La réalisation de maquettes en 3 dimensions (fichiers de polygones) de palmier à huile et de cocotier permettra de calculer les bilans radiatifs sous leurs couverts à différentes densités où les mesures auront été effectuées.

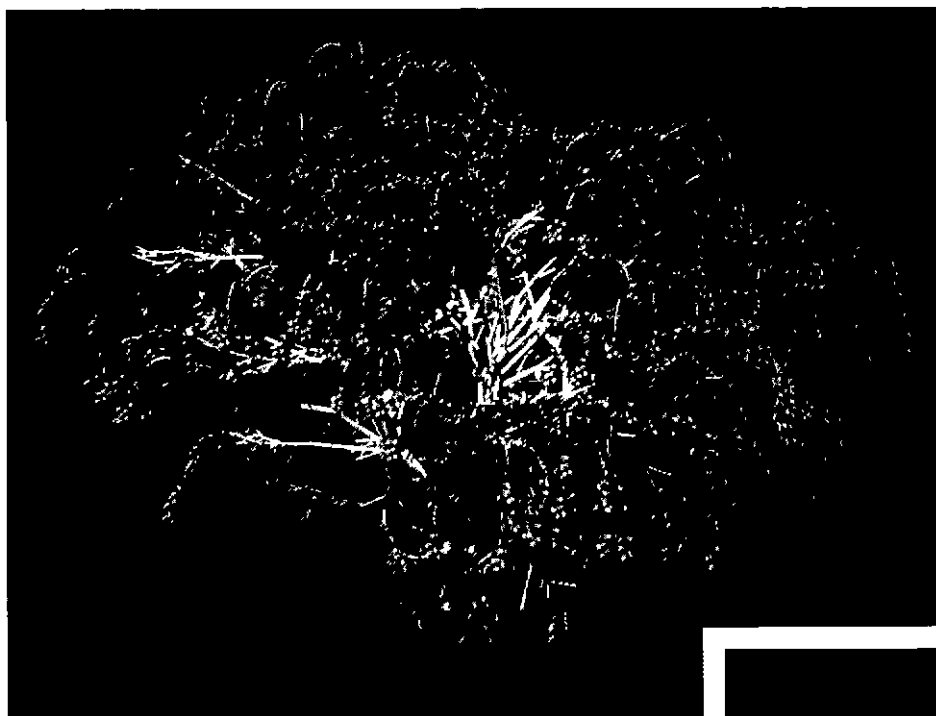
Différentes reproductions d'hybrides ou croisement pourront être également caractérisés d'une façon plus numérique dans un écosystème donné, pour une densité donnée.

La connaissance d'autres plantes (caféier, cacaoyer, hevea...) permettra de simuler les transferts radiatifs dans les associations culturales afin de combiner au mieux les espèces dans le schéma cultural retenu (monoculture avec complément, culture dérobée, cultures associées à rentabiliser de pair).

Conclusion et remarques.

La présente approche de l'architecture des plantes associe des connaissances acquises en botanique, en mathématiques appliquées et en informatique graphique. Elle est basée sur une base expérimentale solide et réunit les données collectées par les botanistes et les agronomes pour chaque plante particulière. Les approches mathématiques et botaniques se complètent, le modèle mathématique quantifie le modèle botanique. L'existence d'ordinateurs graphiques à haute résolution permet de produire des images réalistes en 3 dimensions des plantes calculées.

Outre l'intérêt pour le phénomène du développement des plantes en lui-même, le programme permet d'envisager de



Litchi (*Litchie*).

FIG. 5 — Représentations graphiques de quelques arbres obtenues avec le programme de développement des plantes présenté dans le texte —
(Graphical representations of some trees obtained with the plant development program described in the text).



2 palmiers à huile. A gauche palmier sain ; à droite : palmier avec défoliation due à *Coelaenomenodera* — (2 oil palms. On the left healthy tree, on the right tree defoliated by *Coelaenomenodera*).



Hevea (*Rubber tree*)

multiples applications en agronomie et en foresterie : interactions entre les plantes et leur environnement (effet des engrais, de l'élagage, de la densité, etc.), calcul du transfert radiatif de tout couvert végétal, évaluation des dégâts de

ravageurs phytophages sur une plante. Le réalisme des plantes simulées permet aussi d'envisager des applications du modèle dans le cadre d'opération d'architecture paysagère.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] COSTES E. (1988) — Analyse architecturale et modélisation du litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) Contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'île de la Réunion. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Académie de Montpellier.
- [2] EDELIN C. (1977). — Images de l'architecture des conifères. Thèse de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Académie de Montpellier.
- [3] EDELIN C. (1984) — L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale. Thèse de Doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Académie de Montpellier.
- [4] HALLÉ F. (1979) — Les modèles architecturaux chez les arbres tropicaux : une approche graphique. In *Elaboration et Justification des Modèles. Applications en Biologie*, vol. 2, p. 537-550. Maloine, Paris.
- [5] HALLÉ F. et OLDEMAN R. A. A. (1970) — *Essai sur l'Architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres Tropicaux*. Masson, Paris.
- [6] HALLÉ F., OLDEMAN R. A. A. et TOMLINSON P. B. (1978) — *Tropical Trees and Forests : An Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- [7] JAEGER M. (1987) — Représentation et simulation de croissance des végétaux. Thèse de Doctorat es Sciences n° 328, Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- [8] REFFYE Ph. de (1976) — Modélisation et simulation de la verse du Caféier à l'aide de la résistance des maternels. *Café-Cacao-Thé* XX, N° 4.
- [9] REFFYE Ph. de (1979) — Modélisation de l'architecture des arbres tropicaux par des processus stochastiques. Thèse de Doctorat es Sciences n° 2193, Université de Paris-Sud.
- [10] REFFYE Ph. de, EDELIN C., JAEGER M. et CABART C. (1986) — Simulation de l'architecture des végétaux. Actes du Colloque International « L'Arbre », Montpellier, 1985. *Naturalia Monspelienisia*, Special Issue, p. 223-245.
- [11] REFFYE Ph. de, COGNÉE M., JAEGER M. et TRAORÉ B. (1988) — Modélisation stochastique de la croissance et de l'architecture du cotonnier. I. Tiges principales et branches fructifères primaires. *Coton et Fibres Tropicales*, vol. XLIII, fasc. 4.

RESUMEN

Modelización de la arquitectura de las plantas. Aplicación a las plantas permanentes tropicales de interés agronómico. Caso particular de las Palmáceas.

Ph. de REFFYE, R. LECOUSTRE, J. DAUZAT, S. OUATTARA, A. FLORI y Y. P. N'CHO, *Oléagineux*, 1989, 44, N° 11, p. 537-546.

Los Sres Hallé, Oldeman y Edelin, botánicos de la Universidad de Ciencias y Técnicas del Languedoc de Montpellier, establecieron estrategias de crecimiento y ramificación de plantas, clasificándolas después de acuerdo a unos veinte modelos arquitecturales. Un agrónomo del CIRAD, Sr de Reffye, realizó una modelización cuantitativa del crecimiento de *Coffea robusta* en Côte d'Ivoire, de modo paralelo a estos trabajos cualitativos. El laboratorio de Modelización del CIRAD desarrolló técnicas de observación de campo fundándose en los conceptos de arquitectura de las plantas, con la colaboración de la USTL, de la Universidad Louis Pasteur de Estrasburgo, la Escuela Normal Superior, y departamentos del CIRAD como el IRCC, el IRHO, el IRFA, el IRCT y el IRCA. Luego desarrolló los métodos de análisis estadístico de las leyes de probabilidad que resultan de los mismos, inspirándose en métodos de la investigación operacional. Por último, el laboratorio desarrolló el logicial que permite el cálculo y la simulación de las plantas y respeta estas leyes y estrategias estocásticamente; este logicial se funda en el principio de un « motor de crecimiento », en referencia a los motores de inferencia. Se dan algunos ejemplos sobre el café, el algodón, el litchi, el hevea, la palma africana y el cocotero. Se presentan aplicaciones, salidas actuales y potenciales de semejante modelización, en especial las consideradas con el IRHO sobre la palma y el cocotero.

SUMMARY

Modelling of plant architecture. Application to tropical agro-economic perennial plants. Particular case of *Palmaceae*.

Ph. de REFFYE, R. LECOUSTRE, J. DAUZAT, S. OUATTARA, A. FLORI and Y. P. N'CHO, *Oléagineux*, 1989, 44, N° 11, p. 537-546.

Messrs. Hallé, Oldeman and Edelin, botanists from the Université des Sciences et Techniques du Languedoc in Montpellier, have determined plant growth and branching strategies and subsequently categorized them into twenty or so architectural models. A CIRAD agronomist, Ph. de Reffye conducted, concurrently with this qualitative work, quantitative modelling of *Coffea robusta* growth in Côte d'Ivoire. In conjunction with USTL, the Université Louis Pasteur in Strasbourg, the Ecole Normale Supérieure and departments of CIRAD, such as IRCC, IRHO, IRFA, IRCT and IRA, the CIRAD modelling laboratory has developed field observation techniques, based on the concept of plant architecture. It then developed methods for the statistical analysis of the resulting probability laws, along the lines of operational research. Finally, the laboratory developed software for calculating and simulating plants, which stochastically respects these laws and strategies; this software is based on the principle of a « growth motor » along the lines of inference motors. A few examples are given for coffee, cotton, lychee, rubber, oil palm and coconut. Applications and current and potential outlets for such modelling are presented, particularly those being considered by IRHO for oil palm and coconut.

Modelling of plant architecture. Application to tropical agronomic perennial plants. Particular case of *Palmaceae*

Ph. de REFFYE (1), R. LECOUSTRE (1), J. DAUZAT (1), S. OUATTARA (2), A. FLORI (2), Y. P. N'CHO (3)

The basic features of plant architecture.

The growth of a plant is the result of the evolution of meristems, which are specific cellular tissues within the bud. At a given time, a bud can either abort or give birth to a flower, an inflorescence (in which case the bud then dies), or an internode.

The leaf axis is the basic structure of plant architecture. It is the result of the activity of the bud situated at its tip, called the apical bud, and is made up of a series of internodes. An internode is the part at the tip of which one or several leaves can be found. Between two internodes there is a node bearing leaves and buds; each node bears at least one leaf (the proof of the node's existence). At the base of each leaf, an axillary, or lateral, bud is found (Fig. 1).

An axillary stem can either grow immediately (sylliptic ramification) or after some delay (proleptic ramification). The growth unit is a central notion in plant architecture: it consists of a sequence of internodes and nodes produced, usually in a short period of time, by the apical bud of the previous node. We shall distinguish between two cases: short growth units with few internodes (sometimes only one), and long growth units made up of numerous internodes, each usually short.

Another important notion is the order of an axis. The order 1 axis of a plant is a sequence of growth units, each born from the apical bud of the previous unit, the first one having grown from the seed of the plant (Fig. 2). An order i axis ($i > 1$) is a sequence of growth units, the first internode being born from an axillary bud on an order $i - 1$ axis called the bearing axis.

In the absence of traumas, for each variety of each species and each order, known functions control the relative positions of the lateral buds — and consequently of the leaves — of a given node with respect to the lateral buds of the previous one; this phenomenon, called phyllotaxy, can be of spiralled or distic nature.

Within a growth unit, the ramification process can be:

- continuous, when each node of an axis the starting point of an axis of a higher order,
- rhythmic, when some, but not all, nodes are the starting point of an axis of a higher order, or
- diffuse, when the nodes giving birth to an axis of a higher order are randomly located.

These types of ramification depend on the order of the axes for a given variety and species. A monopod is a ramified system that includes a single 1 axis and a finite number of higher order axes; if there are k orders, such plants are called an order k monopod; a sympod is a system built by the repeated replication of an order 1 axis module.

Another important parameter is the geometrical aspect of an axis with respect to the bearing axis. When the trend of the bearing axis is close to horizontal, its development is said to be plagiotropic; when vertical, it is said to be orthotropic. An orthotropic axis is generally associated with spiralled phyllotaxy, whereas plagiotropy is associated with distic phyllotaxy.

All these functional laws give rise to a relatively small number of plant architecture models [Hallé and Oldeman, 1970; Edelin, 1977, 1984; Hallé *et al.*, 1978; Hallé, 1979] some of which are shown in Fig. 3. Each architectural type is named after the author who first described it.

Implementing the model.

The development of a plant is the combination of 3 fundamental processes:

- growth**: an axis grows longer when its apical meristem forms and growth units develop;
- mortality**: axes die and come apart when meristems cease to operate;
- branching out**: lateral axes develop.

Our model for plant development is based on quantitative field observations made on CIRAD homogeneous plant populations (clones, varieties). As to the modelling hypotheses, we assume the existence of an internal clock within each meristem, which combines the probabilities of growth, mortality and branching out at a given time. All clocks are assumed to be synchronized with each other. Rhythmic ratios amongst clocks are invariable, and so are the probabilities of the various events. Plant architecture is thus the result of the succession of its periods of activity independent of resting or slowing-down phases.

Although the growth of a plant depends on the interaction of genetic and environmental factors, the modelling of its architecture for experimental data, through stochastic processes, is based on quite simple principles, whose consequences can easily be checked. Most of the well-known probability functions (binomial, Poisson, exponential, etc.) are indeed generated from relatively simple hypotheses. For instance, Poisson's distribution is reached by observing how the random occurrence of an event is realized within a given period of time, when the probability of occurrence is constant. In view of the stability of events during the linear stage of plant growth, this kind of function arises naturally, regardless of the complexity of the underlying cellular mechanisms.

Growth modelling.

Only the instantaneous results of growth can be observed. Branches are the trajectories of meristems, whose evolution can be retraced via reliable pointers such as leaf scars and axial branches. Vegetative axes are formed by a succession of internodes resulting from the working of the apical meristems; this is the basis for our modelling.

Observing identical axes of the same age, one notes that the number of internodes varies according to a characteristic pattern: the latter changes with time, owing to the fact that the lengthening of internodes may cease to occur everywhere in a synchronized fashion. Each meristem is regularly subjected to growth tests, the result of which is either the success or failure of the lengthening process. Probability laws may be used to model this process. The total number of growth tests to which the meristem is subjected is called the dimension of the branch, the actual size of the branch, measured by the number of internodes, is thus equal to its dimension, or lower.

The growth of any population of identical vegetative axes is described by a simple random process in which a probability, b , of internode lengthening is associated with each growth test i . For each step of population growth, there is a mean and a standard deviation of the instantaneous distribution of the number of internodes. The relationship between mean and standard deviation therefore characterizes the growth process.

In the particular case of linear growth, the lengthening probability is constant, the relationship between mean and standard deviation is linear, and the slope yields a measure of the probability of meristem lengthening.

A tree top is formed by a primary axis and several secondary axes. The analysis of a mixture of homogeneous tops, proceeding from the plant summit downwards, provides a way of directly measuring

(1) GERDA/CIRAD, modelling Laboratory, avenue du Val-de-Montferrand, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex

(2) IRHO/CIRAD, station principale de La Mé, 01 B.P. 919, Abidjan 01, Côte d'Ivoire

(3) IRHO/CIRAD station cocotier Marc Delorme, 01 B.P. 13, Abidjan 01, Côte d'Ivoire.

the various parameters that characterize the development of a particular plant. For T tops, having followed the same growth patterns made up of rank 1 and rank 2 branches, if the lengthening probability P of rank 1 branches is constant, rank 2 branches have a lengthening probability that is also constant. If rank 2 meristems undergo wN tests when rank 1 meristems undergo N tests, w represents the rhythm ratio parameter.

The tops can be described by the three parameters, P, b and w, and by the variable, N. To determine P, b and w, three relationships are necessary; these can be obtained by observing all of the branches on the plant that start at the same distance of K internodes from the top, and measuring in internodes the mean and standard deviation of the size of these branches.

Application of the model to particular plants.

Meristem lengthening.

These methods have been used to calculate accurately the growth parameters for plants such as the lychee tree, cecropia, goupia and bamboo. For all these plants, lengthening probabilities remain constant: they vary from 0.54 (lychee), to 0.98 (cecropia). Rhythm ratios range from 0.27 (cotton tree — not really a perennial plant) to 2 (goupia). In the case of the coffee tree, the axillary buds possess a variable lengthening probability that depends on the number of growth tests undergone by the meristem, i.e. its dimension.

Meristem mortality.

The growth of vegetative axes may end because of a random accident, in which case a survival probability C can be allocated to each dimension unit. The accident may also lead to the end of any growth, i.e. to the apical meristem's internal clock stopping: growth is then terminated and the axis eventually comes apart. An axis dimension therefore depends at the same time on the number of lengthening tests, the lengthening probability and the meristem viability at a given stage of development.

For the cotton tree, there is no outstanding growth accident, and all the stems stop growing at the end of the 25th lengthening test. For the coffee tree, meristems die before reaching their maximum dimension. Meristem viability for the lychee tree is constant.

Meristem branching.

Axillary meristems develop either immediately (sytleptic pattern) or after some time (proleptic pattern). We will only consider the former case. In general, the branching probabilities of axillary buds of the same rank are not independent. In the case of the coffee tree, for instance, there are two axillary meristems per node, they give birth to 0, 1 or 2 branches. Distribution is not binomial, and a conditional probability coupling is considered to account for the observed distribution.

Let « a » be the branching probability of secondary axes and « r » the conditional probability for a second axillary bud to develop once a first has done so. At any node on a coffee tree trunk, the branching coupling probability between axillary meristems is found to be as high as 75 %. Branching coupling is also found between successive nodes.

In that way, branched out and barren areas are both found on vegetative axes. In the case of the cecropia, a tree from Guyana, the layers of branches are distributed along the 400 plus internodes of the adult trunk. The probability of development of a layer is evaluated by dividing the number of layers by the number of available nodes. This probability can also be estimated from the number of internodes between two successive layers, which varies according to Pascal's function. Both estimates yield a value of about 0.05. The number of axillary branches also follows Pascal's distribution. If there is about a 5 % chance of a branch developing from a trunk node, through coupling, there is a 70 % chance that the following node will produce a branch. Similar coupling coefficients have been found for the coffee tree and the lychee.

Computer simulation of tree development.

On the basis of this model, we have developed a computer program that can simulate and picture any plant architecture [de Reffye *et al.*, 1986]. This application possesses two complementary aspects, namely simulation proper and computer graphics.

Simulating plant architecture.

The basic idea is to view the plant as the result of the activity of the meristems that have built it. Simulating plant growth is thus

reduced to simulating the activity of its meristems. Any viable meristem gives birth to a series of internodes, divided by nodes. The latter represent the basic elements in the simulation: their evolution is determined as a function of the three basic processes of growth, ramification and death.

An algorithm, called the growth engine, governs the evolution of each node by means of the Monte Carlo method, based on the probabilities determined by specific botanical laws adapted to statistical functions. Each test results in the occurrence of one of the three basic processes. To illustrate the results obtained with the model, two examples of random growth simulation are shown in Fig. 4 for the lychee tree.

The order in which the nodes are processed is important in that it influences the outcome of the simulations and has a bearing on how the program is applied. Thus an initial growth engine has been developed, which manages the node processing order on a « first in, first out » basis. Such simulation, which follows a pre-fixed order, greatly simplifies node management on the computer. Although a plant built this way is botanically correct at the end of the simulation, its growth does not follow the actual pattern in time. Besides, this approach fails to provide any knowledge of the spatial environment of each node over time.

This is why a new growth engine was subsequently developed as a second stage. Here, the nodes are managed concurrently, using a list of future events that is continuously updated by the computer. As the engine follows an unfixed order, it is possible to obtain a complete topological picture of the whole plant at any time during simulation. One can also process possible encounters with external obstacles, take into account the effects of shade on growth, consistently seek out sunlight or simulate the competition between several plants. The parallel growth engine thus enables us to take account of the physical environment of the plant.

Graphical simulation of plant development.

During the simulation, when completing a growth test, a node gives birth to an internode and to a vegetative organ (leaf, flower, etc.), whose geometrical characteristics can be determined so that a complete description of the plant is obtained. The nature of the component (internode, leaf, flower, etc.), its branching rank, its size, its position in space, can all be taken into account in the graphical description, and faithful pictures are produced once each type of component is given a shape defined by graphical primitives specific to the plant [de Reffye *et al.*, 1985; Jaeger, 1987]. Some examples of the pictures generated by the program are given in Fig. 5.

The polygon files, which are needed to calculate the colouring and shading of the pictures, can also be used for other purposes, such as estimating radiative transfer.

The particular case of *Palmaceae*.

In the case of *Palmaceae*, the problems of plant architecture proper are extremely limited. In effect, these plants follow Corner's model, characterized by the growth of a single apical bud which grows steadily above the soil, and by axillary flowering. The essential measurements for simulating these plants are therefore more metric and geometric than architectural.

Preliminary results.

The bud lengthening probability is constant during the linear growth phase (around 4 to 20 years under the conditions in Côte d'Ivoire). However, the rhythm ratios between individuals from the same hybrid reproduction vary, as shown by the mean variance ratios in samples of individuals of varying ages.

Vertical growth is not directly linked to the number of internodes formed since planting, for both oil palm and coconut.

Oil palm leaflets are grouped in sets of 1, 2, 3 or 4. The distances between the leaflets in a set follow the Gamma law, whilst those between sets also follow the Gamma law, with a higher mean. Within a set, leaflet position is predetermined: in the case of a set of 3 leaflets, for instance, the leaflet situated nearest the frond axil points upwards, the next one is markedly horizontal and the most distal points downwards. The vertical insertion angle is largest at point « B ».

Applications envisaged by IRHO/CIRAD.

Producing 3-dimensional models (polygon files) of oil palms and coconut palms will make it possible to calculate sunlight values under the canopy at the various densities for which measurements are made.

Various hybrids reproductions or crosses could also be characterized in a more numerical fashion, in a given ecosystem and at a given density.

Knowledge of other plants (coffee, cocoa, hevea, etc.) will make it possible to simulate radiative transfer with intercrops, in order to achieve the best combination of species in the crop scheme adopted (main crop + complementary crop, catch crops, intercrops, both of which are to be equally profitable).

Conclusion and comments.

This approach to plant architecture links knowledge acquired in botany, applied mathematics and computer graphics. It has a solid experimental foundation, and combines data gathered by botanists

and agronomists on each particular plant. The mathematical and botanical approaches complement each other, with the mathematical model quantifying the botanical model. The existence of high-resolution graphics computers makes it possible to produce realistic 3-dimensional images of the plants considered.

Besides its interest for the phenomenon of plant development itself, the program opens the way to multiple applications in the fields of agronomy and forestry: plant-environment interactions (effects of fertilizers, pruning, density, etc.), calculating radiative transfer in any plant cover, evaluating damage caused by plant-eating pests, etc. The realism of the plants simulated also makes it possible to consider applying the model as part of landscape architecture operations.

